

На правах рукописи

**Саидова Наталья Валерьевна**

**ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА  
СТРУКТУРУ И ОРГАНИЗАЦИЮ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ADONIS*  
*VERNALIS* L. НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН**

03.00.16 – экология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

**Казань – 2009**

Работа выполнена в Казанском государственном университете им. В.И. Ульянова –  
Ленина на кафедре ботаники

Научный руководитель:

доктор биологических наук,  
профессор  
Любарский Евгений Леонидович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,  
доцент  
Абрамов Николай Васильевич

доктор биологических наук,  
профессор  
Силаева Татьяна Борисовна

Ведущая организация: Институт экологии растений и животных УрО РАН,  
г. Екатеринбург

Защита состоится «22» октября 2009 г. в \_\_\_\_\_ часов на заседании диссертационного  
совета ДМ 212.081.19 при Казанском государственном университете им. В.И.  
Ульянова–Ленина по адресу: 420008, г. Казань, ул. Кремлевская, 18.

Факс: (843) 238-71-21; (843) 231-52-40

Автореферат разослан «\_\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2009 г.

Ученый секретарь  
Диссертационного совета,

кандидат биологических наук,



Зелеев Р. М.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Род Адонис – горицвет, один из родов сосудистых растений, весьма интересных в систематическом, биологическом и эволюционном отношении. Видовой состав рода представляет большой теоретический интерес по своему происхождению – от древнейших видов третичного периода до видов, формирующихся в настоящее время. Этот род имеет значительный практический интерес, т.к. все исследованные его виды содержат сердечные гликозиды и поэтому, с давних времен и по сей день используются в медицине для лечения органов кровообращения.

*Adonis vernalis* L. (горицвет весенний) является не только лекарственным растением, содержащим сердечные гликозиды, но и декоративным видом, имеющим крупные ярко-желтые цветки, расцветающие ранней весной. Большое значение *A. vernalis* имеет и в пчеловодстве. Весной, когда сравнительно мало цветущих растений, цветки его посещаются многочисленными насекомыми, собирающими пыльцу, особенно домашней пчелой. В то же время он ядовит, поэтому скотом не поедается.

*A. vernalis* по Н.А. Адольфу (1930) относят к европейско-азиатской группе многолетних видов рода *Adonis*. Он хорошо растет на богатых карбонатных почвах в местах с неглубокими подземными водами, избегая высоких мест и сильно увлажненных.

Распространение *A. vernalis* на север в пределах Приволжской возвышенности тесно связано с лесостепными участками и почти совпадает с северной границей черноземов.

За пределами основной части ареала в северо-восточном Предволжье (Верхнеуслонский район), а также северо-западном и северо-восточном Низменном Заволжье Республики Татарстан (РТ) имеются несколько участков степной растительности с горицветом: Арский и Высокогорский районы по левобережью р. Казанки; Балтасинский и Мамадышский районы по правобережью р. Вятки. Если на юге Республики Татарстан (РТ) ценопопуляции *A. vernalis* приурочены к участкам зональной степной растительности, то в условиях лесной зоны подобные участки будут представлять собой экстразональную растительность (Пачоский, 1915). В этом случае на состояние ценопопуляций *A. vernalis* будут оказывать воздействия не только эколого-ценотические и антропогенные условия, но и климатические факторы среды. Вследствие этого становится актуальным исследовать ценопопуляции *A. vernalis* не только в благоприятных климатических условиях лесостепи, но и в более экстремальных – на границе ареала в лесной зоне. Долговременные наблюдения за *A. vernalis* позволяют выяснить, как отражаются на популяционной организации и ритмах его жизни разные экологические условия.

Изучение структуры ценопопуляций вида<sup>1</sup> в различных условиях произрастания и природопользования, позволяет определить жизненность особей и виталитетную структуру ценопопуляций, выявить механизмы устойчивости вида и дать оценку состояния популяций, а также разработать меры охраны и мониторинга.

**Цель и задачи исследования:** выявить особенности популяционной структуры *A. vernalis* в разных условиях произрастания лесостепной и лесной зон, и дать оценку современного состояния ценопопуляций вида на территории РТ.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Определить критерии онтогенетических групп *A. vernalis*, составить диагнозы и ключи методом биоморфологического анализа, изучить влияние на онтогенетическую структуру ценопопуляций эколого-ценотических условий.

---

<sup>1</sup> Научным консультантом в вопросах пространственного размещения *A. vernalis* является канд. биол. наук, доцент М. Б. Фардеева.

2. На основе биоморфологических параметров определить жизненное состояние особей *A. vernalis*, и виталитетную структуру ценопопуляций в различных зональных и эколого-ценотических условиях.

3. Изучить основные популяционные параметры *A. vernalis* (численность, плотность, онтогенетическую и пространственную структуры) в разных условиях произрастания и природопользования.

4. На основе собранного материала выявить особенности распространения *A. vernalis* на территории РТ и дать оценку состояния ценопопуляций в разных условиях произрастания и природопользования с разработкой природоохранных мер.

#### **Научная новизна:**

- определены критерии онтогенетических состояний *A. vernalis* по надземным побегам в условиях РТ, составлены диагнозы и ключи методом биоморфологического анализа;
- разработана восьмибалльная шкала жизненности для особей *A. vernalis* на основе морфометрических параметров, определено жизненное состояние изучаемого вида и его ценопопуляций в условиях лесной и лесостепной зон на территории РТ;
- изучена пространственная структура *A. vernalis* на территории РТ в различных эколого-ценотических условиях его произрастания;
- изучена динамика популяционной организации *A. vernalis* и влияние на нее климатических, эколого-ценотических условий и антропогенных воздействий;
- на основе популяционных параметров дана общая оценка состояния ценопопуляций *A. vernalis* в условиях лесной зоны РТ и разработаны предложения по их охране в лесной зоне РТ.
- дана оценка семенной продуктивности и урожайности вида в разных зональных условиях.

**Практическая значимость.** На основе гербарных, литературных материалов и собственных исследований, также флористической базы данных Казанского Государственного Университета (КГУ) составлена карта распространения *A. vernalis* на территории РТ.

Накопленный материал может быть использован при интродукции *A. vernalis*, а восьмибалльная шкала жизненности изучаемого вида, также может быть использована при определении состояния ценопопуляций в разных регионах на территории РФ.

Разработанные и опубликованные диагнозы и ключи онтогенетических состояний *A. vernalis*, а также шкала жизненности особей данного вида могут быть включены в учебно-методическое пособие для студентов.

Электронные карты-схемы пространственного размещения особей *A. vernalis* в ценопопуляциях дополнили популяционную базу Казанского Государственного Университета для пространственного анализа разных жизненных форм растений.

Результаты работы могут быть использованы при написании Красных книг, выделении особо охраняемых природных территорий и регламентировании хозяйственной деятельности человека.

#### **Основные положения, выносимые на защиту.**

1. На границе ареала, в неблагоприятных условиях лесной зоны на севере РТ наблюдается сокращение онтогенеза *A. vernalis*, в этом случае до 30% особей не образуют дерновину, что является основным механизмом устойчивости вида в экстразональных условиях хвойно-широколиственных лесов.

2. Жизненность *A. vernalis* в разных зональных условиях различна. Высоким виталитетом, семенной продуктивностью и урожайностью обладают ценопопуляции, произрастающие в зонах широколиственных лесов и лесостепи. Здесь отмечается полный онтогенез, с образованием в генеративной стадии крупных дерновин, устойчивых к различным антропогенным воздействиям (выпас скота, рекреации, эрозия

почв). На состояние *A. vernalis* в разных природно-географических зонах влияют климатические условия и различные антропогенные воздействия.

3. Наиболее стабильными параметрами популяционной организации *A. vernalis* являются онтогенетическая и пространственная структуры. Базовые спектры в разных зональных условиях однотипны, имеют центрированный вид с максимумом на генеративных особях. Пространственная структура в различных эколого-ценотических условиях имеет контагиозный характер. В ней выявляются агрегации первого и второго порядка. Агрегации второго порядка всегда разновозрастные.

4. Особи и ценопопуляции *A. vernalis* имеют низкое жизненное состояние как в условиях угнетения на сухих склонах и пастбищах в центре ареала (на юге РТ), так и в неблагоприятных климатических условиях лесной зоны на границе ареала (на севере РТ). В связи с этим ценопопуляции горницвета весеннего, особенно в неблагоприятных климатических условиях лесной зоны, необходимо сохранить как резерваты.

**Благодарность:** Автор выражает благодарность руководителю Е. Л. Любарскому, доктору биол. наук, профессору кафедры ботаники КГУ, за осуществление общего руководства научной работы; М. Б. Фардеевой, канд. биол. наук, доценту кафедры общей экологии КГУ, за соруководство в вопросах пространственного размещения исследуемого вида растения; Н. А. Чижиковой, канд. биол. наук, ассистенту кафедры моделирования экосистем КГУ, за помощь в статистической обработке материала с использованием компьютерных технологий, а также своей семье (родителям, мужу и детям) за внимание, терпение и понимание.

**Апробация работы.** Основные итоги и содержание исследований докладывались на конференциях и семинарах: «V Всероссийский популяционный семинар «Популяция, сообщество, эволюция» (Казань, 2001г.)»; «Актуальные экологические проблемы РТ» (Казань, 2003г.)»; Всероссийская научная конференция: «Современные аспекты экологии и экологического образования» (Казань, 2005г.); Отчетная научная конференция КГУ (2009); Всероссийская научная конференция с международным участием: «Окружающая среда и устойчивое развитие регионов: новые методы и технологии исследований» (Казань, 2009).

**Публикация научных результатов исследования.** По теме диссертации опубликовано 9 научных работ, в том числе в изданиях, рекомендованных ВАК – 2.

**Личный вклад соискателя.** Личный вклад соискателя в научную работу составляет 90%. Автором ежегодно проводилось геоботаническое описание, а также картирование 30 ценопопуляций *A. vernalis*. В ходе работы автором было определено около 200 видов растений.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов и рекомендаций, списка литературы и приложения. Работа изложена на 148 страницах машинописного текста, содержит 26 таблиц, 20 рисунков. Список литературы включает 139 источников, в том числе 23 на иностранных языках.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1 ПОПУЛЯЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ РАСТЕНИЙ (обзор литературы)

Популяционная экология растений - наука о составе, структуре, организации популяций растений, их функционировании и взаимодействии как компонентов растительных сообществ и экологических систем в целом. Становление данной науки тесно связано с общим развитием экологии растений и популяционной биологии.

В этой главе рядом авторов раскрываются понятия таких терминов, как популяция, ценопопуляция, вид. Рассматриваются характеристика популяционных признаков (численность, плотность, рождаемость, смертность, темп роста,

онтогенетический состав, жизненность, продуктивность), типология популяций (Работнов, 1950; Ипатов, 1969; Уранов, 1973; Злобин, 1976; Герасименко, 1988). Обсуждаются направления в изучении пространственной структуры, а также морфоструктурного и фитоценотического анализов ценопопуляций (ЦП) *A. vernalis*.

## ГЛАВА 2 А. *VERNALIS* КАК ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ.

**2.1 Морфогенез жизненной формы *A. vernalis*.** Объект исследования – лекарственное, декоративное, охраняемое растение *A. vernalis* (горичвет весенний). Приведены данные о его таксономическом положении, анатомо-морфологических особенностях (Цибанова, 1960; Пошкурлат, 2000), происхождении, экологии и распространении вида (Пошкурлат, 2000). В процессе онтогенеза жизненная форма *A. vernalis* изменяется от кистекорневой (от смешанной корневой системы с одним побегом) до придаточно-корневой с многочисленными побегами, образующими дерновину. Поэтому особи прегенеративных групп представлены одним побегом, а на 7-8 год начинается процесс формирования дерновины, вследствие этого генеративные особи представлены дерновиной, разной формы, плотности и диаметра.

**2.2 Характеристика ареала *A. vernalis* на территории РФ и сопредельных государств: географические районы и экология.** (По Пошкурлат). Приведена характеристика ареала *A. vernalis* на территории РФ и сопредельных государств (Пошкурлат, 2000).

*A. vernalis* по всему ареалу приурочен к лесостепной зоне, занимая луговые степи и остепненные луга, открытые склоны, лесные поляны, опушки и изредка встречаясь в лесной редине. Будучи светолюбивым видом, он не выносит затенения.

Сопутствующие ему виды меняются в зависимости от флоры региона.

**2.3 Характеристика ареала *A. vernalis* на территории РТ.** Приведена характеристика ареала *A. vernalis* на территории РТ.

На основе собственных данных автора, а также гербарных материалов КГУ, ТГГПУ, литературных источников, маршрутных исследований, базы «Флора» КГУ было отмечено 62 местообитания *A. vernalis* и составлена картотека его произрастания на территории Республики Татарстан.

В соответствии с ботанико-географическим районированием по территории РТ проходят зональные границы подтаежных широколиственно-еловых лесов, широколиственных лесов и луговых степей (Бакин, Рогова и др., 2000). Нами были составлены карты 2-х типов: видовые инвентаризационные карты распространения *A. vernalis* на территории РТ и карты количественной оценки численности ценопопуляции на территории РТ.

На территории Республики Татарстан малочисленные ценопопуляции *A. vernalis* составляют 1,64 % (северо-запад РТ - Бавлинский район), ценопопуляции средней численности – 29,5 %, многочисленные ценопопуляции – 68,9 %, из них 23 % располагаются на особо охраняемых природных территориях (ООПТ).

В зоне хвойно-широколиственных (или широколиственно-еловых) лесов ценопопуляции *A. vernalis* составляют – 8,2 %, причем ценопопуляции средней численности – 20 %, а многочисленные – 80 %, из них 20 % ценопопуляций располагаются на особо охраняемых природных территориях.

В зоне широколиственных лесов ценопопуляции *A. vernalis* составляют – 9,8 %, причем ценопопуляции средней численности – 16,7 %, а многочисленные – 83,3 %, из них 66,6 % ценопопуляций располагаются на ООПТ.

В лесостепной зоне ценопопуляции *A. vernalis* составляют – 82 %, причем малочисленные ценопопуляции – 2 %, ценопопуляции средней численности – 32 %, а многочисленные – 66 %, из них 18 % ценопопуляции располагаются на территории ООПТ.

Распространение *A. vernalis* в лесостепной зоне является преобладающим, т.к. условия для его произрастания в центре ареала оптимальные. Ценопопуляции *A. vernalis* в лесостепной зоне занимают десятки и сотни гектар, отмечаясь на склонах и равнинных участках. На границе ареала в зонах хвойно–широколиственных и широколиственных лесов ценопопуляции *A. vernalis* расположены на участках экстразональной растительности – степных и остепненных склонах южных экспозиций, занимая территории от 5 до 10 га, следовательно, нуждаются в природоохранных мероприятиях.

На территории Республики Татарстан ценопопуляции, встречавшиеся до 1950 г. составляют 42,6 %, из них только 64,2 % подтверждены современными исследованиями.

В зоне хвойно-широколиственных лесов ценопопуляции *A. vernalis*, отмеченные до 1950 г., составляют – 7,1 %, причем 50 % из них не подтверждены современными исследованиями.

В зоне широколиственных лесов ценопопуляции *A. vernalis* отмеченные до 1950 г. составляют – 7,1 %, причем 50 % ценопопуляций из них не подтверждены современными данными.

В лесостепной зоне ценопопуляции *A. vernalis* отмеченные до 1950 г. составляют – 85,7 %, причем только 33,3 % не подтверждены современными данными (восток РТ).

Интересно заметить, что 38,8 % из подтвержденных современными находками ценопопуляций *A. vernalis* являются ценопопуляциями средней численности, а 61,2 % - многочисленными. Динамика численности *A. vernalis* за 100 лет выявила следующее: в лесостепной зоне переход ценопопуляций из многочисленных в ценопопуляции средней численности составляет 31,2 %; в зонах хвойно – широколиственных и широколиственных лесов практически все ценопопуляции *A. vernalis* первоначально многочисленные перешли в разряд ЦП средней численности. Это обуславливает необходимость проведения природоохранных мероприятий на северных границах ареала в лесной зоне: включить *A. vernalis* в Красную книгу РТ, присвоить местам произрастания вида статус ООПТ. Всего было исследовано более 30 ценопопуляций в течение 2001-2007 гг., причем для части из них изучалась динамика онтогенетической структуры на протяжении с 2003 по 2005 год.

### ГЛАВА 3 ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

**3.1 Краткая физико-географическая характеристика РТ.** На основании литературных источников приведена физико-географическая характеристика Республики Татарстан: геоморфологии и рельефа (Попов, 1960; Бутаков, Можерин, Ермолаев, 1993), климата (Наумов, Верещагин, Переведенцев, 1993), почвенного покрова (Атлас Республики Татарстан, 2005) и растительности (Бакин и др., 2000). Территория республики Татарстан уникальна тем, что является местом контакта трех ботанико-географических зон, где проходят зональные границы подтаежных широколиственно-еловых лесов, широколиственных лесов и луговых степей, в соответствии с почвенно-географическим районированием проходит граница между бореальным и суббореальным почвенным поясом, а в широтном направлении здесь проходит изолиния гидротермического коэффициента теплого времени года, равного единице, делящего территорию по климатическим условиям на достаточно увлажненную и более холодную лесную зону, и лесостепную, испытывающую дефицит увлажнения (Бакин и др., 2000). В зонах хвойно-широколиственных и широколиственных лесов на территории РТ отмечены вкрапления экстразональной растительности в виде остепненных участков лугов, на которых и встречается *A. vernalis*.

**3.2 Методы исследований.** Для изучения ценопопуляций *A. vernalis* нами использовались следующие методы:

1. Общепринятые геоботанические методы для описания растительных сообществ; для оценки сходства видового состава описанных фитоценозов использовался коэффициент общности Серенсена-Чекановского (КО), который вычисляется по формуле  $2c/a+b$ , где  $a$  и  $b$  – число видов в 1-ом и 2-ом сообществах,  $c$  – число общих видов, отмеченных в 1-ом и 2-ом сообществах. Значение КО изменяется от 0 до 1, чем ближе показатель к единице, тем сообщества ближе друг к другу по составу флоры;

2. Популяционные методы, с определением основных популяционных параметров (численности, плотности, онтогенетической, пространственной и виталитетной структуры);

3. Морфометрические методы. Использовались метрические параметры, получаемые в результате простых измерений числа и размера морфоструктуры для определения онтогенетических групп, групп особей разной жизненности.

4. Для характеристики самоподдержания популяций нами использовались индексы восстановления (Iв) и замещения (Iз), предложенные Жуковой (Жукова, 1986), а также индексы возрастности (Уранов, 1975) и энергетической эффективности (Животовский, 2001).

5. Статистические методы изучения онтогенетической структуры - индексы замещения, восстановления, эффективности и «дельта - омега», онтогенетические индексы, а также статистические методы выявления корреляции морфометрических параметров друг с другом с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмена. Выявление значимости отличия полученных значений коэффициента корреляции от нуля проводилось с помощью непараметрического Н-теста Крускала-Уоллиса ранговых сумм. Тесты проведены с помощью пакета STATS в среде R. (Использование последних методов осуществлялось с помощью Н.А.Чижиковой).

6. Методы анализа пространственной структуры ценопопуляции проводились на основе картирования особей *A. vernalis* на пробной площади (размером 100 м<sup>2</sup>) как на бумаге, так и в электронном виде (с помощью программы MapInfo). Использовался метод трансектного анализа (Заугольнова, 1982, 1994) и метод примыкающих квадратов (Грейг – Смит, 1967).

**3.3 Краткая характеристика исследованных местообитаний *A. vernalis*.** Для исследования ценопопуляций (ЦП) *A. vernalis* нами были выбраны участки, территория которых приурочена к лесной (хвойно-широколиственной и широколиственной) и лесостепной зонам РТ, различающиеся по фитоценоотическим, экологическим условиям и к типу антропогенных воздействий.

На каждом исследованном участке нами рассматривались ценопопуляции *A. vernalis*, приуроченные к склонам различных экспозиций.

Условные обозначения районов (с севера на юг РТ) и исследуемых ценопопуляций:  
Лесная зона:

хвойно-широколиственные леса:

I– Балтасинский район РТ (ЦП 1, ЦП 2)

II–Арский район РТ (ЦП 3 – ЦП 8)

широколиственные леса:

III– Высокогорский (ЦП 9 – ЦП 12)

IV– Верхнеуслонский (ЦП 13 – ЦП 15)

V – Апастовский (ЦП 16)

Лесостепная зона:

VI– Бавлинский (ЦП 17 - 19 – д. Николашкино, ЦП 20, 21 – д. Кандыз, ЦП 22 - 25 – Поповка, ЦП 26 - Фоминовка);

VII – Бугульминский (Адонисовый лес, Тат. Дымская поляна)

VIII – Дрожжановский (д. Тат. Шатрашаны)



На территории РТ популяционные исследования *A. vernalis* также проводились в Чистопольском районе Е.В. Саутиным (Саутин, 2006).

Анализ геоботанических описаний, проведенных на 30 учетных площадях, показал, что на исследованной территории произрастает 190 видов сосудистых растений, принадлежащих к 101 роду и 34 семействам.

Наиболее богатыми по количеству видов являются семейства *Fabaceae* (12,4 %, 18 видов), *Poaceae* (9,7 %, 14 видов), *Rosaceae* (9,7 %, 14 видов), *Asteraceae* (15,9 %, 23 вида).

Приведен флористический, биоморфологический, эколого-ценотический анализы исследуемых фитоценозов, приуроченных к склонам различных экспозиций для указанных ботанико-географических зон на территории РТ. Дана сравнительная характеристика эколого-ценотических условий. Рассмотрено их влияние на состояние ценопопуляций *A. vernalis* в целях прогнозирования развития популяций и разработки природоохранных мер для сохранения вида, его ценопопуляций и местообитаний.

Анализ флористического состава фитоценозов в исследуемых местообитаниях зоны хвойно-широколиственных лесов показал, что видовое разнообразие варьирует от 25 до 43 видов растений, наибольшее количество видов отмечается в ЦП 3 (ООПТ «Янга – Салинский склон» Арского района, склон юго-западной экспозиции) – 43 вида на 100 м<sup>2</sup>, с преобладанием *Poaceae* (13,6 % - 6 видов), *Fabaceae* (13,6 %), *Asteraceae* (13,6 %), наименьшее в ЦП 1 и 2 (Балтасинский район - самая северная для РТ точка местонахождения вида, склон южной экспозиции) 25 видов на 100 м<sup>2</sup> с преобладанием растений из семейств *Asteraceae* и *Fabaceae*. Данные фитоценозы представляют собой суходольные луга, доля степных видов составляет 2,5 - 5%.

В зоне широколиственных лесов наибольшее видовое разнообразие отмечается в ЦП 10 (ООПТ «Эстачинский склон» Высокогорского района, склон южной экспозиции) – 42 вида на 100 м<sup>2</sup>, с преобладанием *Asteraceae* (19 % - 8 видов), *Poaceae* (14,3 % - 6 видов) и *Fabaceae* (11,9 % - 5 видов); ЦП 11 (тоже, склон юго-западной экспозиции) - 36 видов, с преобладанием: *Poaceae* (16,7 % - 6 видов), *Asteraceae* и *Fabaceae* в одинаковых количественных отношениях (13,9 % - 5 видов) и ЦП 16 (Апастовский район, юго-западный склон) – 42 вида на 100 м<sup>2</sup>, с доминированием *Poaceae* и *Asteraceae* (14,3 % - по 6 видов в каждом семействе). В зоне широколиственных лесов на состояние ценопопуляций влияет более мягкий климат, чем в зоне хвойно-широколиственных лесов (средняя температура зимы и лета, количество осадков, глубина промерзания грунта и т.д.). Данные фитоценозы представляют собой остепненные луга, доля степных видов составляет в среднем 15 - 20 %.

В лесостепной зоне наибольшее видовое разнообразие отмечается в ЦП 26 (Бавлинский район, склон юго-западной экспозиции, д. Фоминовка) - 36 видов на 100 м<sup>2</sup>, с преобладанием семейств: *Fabaceae* и *Asteraceae* (16,7 % - 5 - 6 видов). Наименьшее видовое разнообразие 18 видов отмечается на пастбищных участках в ЦП 20 (Бавлинский район, д. Николашкино, равнинный участок). Увеличение доли бобовых в данных фитоценозах типично для лесостепи и в целом для южных и юго-восточных территорий [европейской] России. Данные фитоценозы представляют собой степные участки, реже остепненные опушки березняков, доля степных видов составляет в среднем 20 - 25 %. Однако, видовое разнообразие здесь снижается до 25 - 30 видов, что обусловлено высокой антропогенной нагрузкой, большая часть исследованных участков используется под пастьбу, сенокошение и не имеет статуса ООПТ.

Для анализа сходства флористического состава описанных фитоценозов, как внутри каждой из указанных природно-географических зон, так и между ними, использовался коэффициент общности Серенсена-Чекановского (КО). Максимальное сходство видового состава наблюдается между фитоценозами на ООПТ одного района (КО варьирует от 0,46 до 0,7). Неохраняемые территории имеют минимальное сходство в видовом разнообразии (КО варьирует от 0,16 до 0,39), что указывает на наличие

антропогенного прессинга. Низкая оценка сходства видового состава в указанных фитоценозах наблюдается также между районами исследования (КО 0,1 – 0,32). Анализ флористического состава исследуемых фитоценозов трех ботанико-географических зон показал, что в целом, флора мест произрастания *A. vernalis* схожа между собой и не имеет радикальных отличий (КО - от 0,46 до 0,58). Наибольшее сходство отмечается между фитоценозами зон хвойно-широколиственных и широколиственных лесов (КО – 0,58), видовое сходство между фитоценозами зон хвойно-широколиственной и лесостепной по КО составляет 0,47, а широколиственной и лесостепной – 0,46. Это обусловлено приуроченностью *A. vernalis* к суходольным сообществам на севере РТ и остепненным на юге, где отмечаются виды суходольных лугов и степей.

Спектральный анализ жизненных форм (по Раункиеру) показал, что основная часть видов во всех трех ботанико-географических зонах относится к гемикриптофитам, что характерно для флоры умеренных широт.

По оценке встречаемости, проективного покрытия и эколого-ценотической характеристике видового состава местообитаний на севере РТ преобладает луговое и суходольно-луговое разнотравье, в местообитаниях *A. vernalis* на территории широколиственных лесов и лесостепи возрастает доля лесостепных, степных и лугово-степных видов. Присутствие растений других эколого-ценотических групп незначительно, доля сорных видов резко возрастает на пастбищных, сенокосных и оползневых участках.

#### **ГЛАВА 4 ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *A. VERNALIS* И ВЛИЯНИЕ НА НЕЕ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ**

**4.1 Критерии выделения онтогенетических состояний *A. vernalis*.** В основу работы легли материалы экспедиционных исследований собранные на протяжении ряда лет (2001 – 2007 гг.) в районах с разными климатическими и экологическими условиями: Балтасинский, Арский, Высокогорский, Верхнеуслонский, Апастовский, Дрожжановский, Бугульминский, Бавлинский. На основе работ Н.А. Цибановой, 1960; А. П. Пошкурлат, 2000, Н. П. Строковаой, Е. В. Акшенцева, 2002, а также собственного материала, полученного методом биоморфологического анализа выделены девять онтогенетических состояний *A. vernalis*.

**4.2 Диагнозы и ключи онтогенетических состояний *A. vernalis*.** Приведены диагнозы и ключи онтогенетических групп *A. vernalis* применительно к полевым условиям исследования (рис.1), т.е. только по надземным побегам, без использования подземных органов, так как на территории РТ данный вид включен в список редких и уязвимых видов, нуждающихся на территории республики в постоянном контроле и наблюдении (Красная книга РТ, 2006).

**Этап проростков** (р). Проростки – небольшие растения с двумя семядольными листьями. Семядоли вначале узкие, плотно сложенные. Затем они приобретают овальную и даже округлую форму (7х5 мм или 7х7 мм). Первый ассимиляционный лист имеет черешок 2 - 2,5 см с расширенным влагалищем. Пластинка листа трижды пальчато-перисторассеченная. Корневые волоски на главном корне расположены группами. Абсолютный возраст проростков всего 2 - 3 недели, если прорастание весеннее. При осеннем прорастании (сентябрь-октябрь), как отмечает Пошкурлат 1969, 2000, продолжительность жизни проростков *A. vernalis* достигает 10 месяцев.

**Ювенильный этап** (j). Особи *A. vernalis* представлены однопобеговым растением, на котором имеются две пленчатые чешуи, а выше располагаются четыре ассимиляционных листа, размер которых увеличивается акропетально. Междоузлия побега удлинённые, особенно два первых, достигающих 3 - 4 мм. Размер ассимиляционных листьев уменьшается акропетально. Таким образом, самые крупные

листья расположены в средней части побега. Они сидячие пальчатоперисторассеченные на узкие доли.

Побеги ювенильных растений вида высотой до 20 – 25 см. Главный корень достигает длины 20 – 25 см, а боковые корни 10 – 15 см. В природных условиях возраст ювенильных экземпляров колеблется от 3 до 20 лет (Пошкурлат, 2000).

**Имматурный этап (im).** Ось первого порядка достигает 20 – 23 см. Появляются оси второго порядка, которые короче главной оси, но с возрастом постепенно перерастают ее. Наиболее крупные листья расположены в средней части оси первого порядка (рис. 1). Дольки листьев шире, чем у взрослых экземпляров, достигающие 1 – 2 мм, но анатомическое строение у них такое же, как у взрослых особей (Пошкурлат, 1965). Главный корень еще сохраняется. В имматурном состоянии растение может находиться несколько лет, что напрямую связано с экологическими условиями мест его обитания.

**Виргинильный этап (v).** Растения *A. vernalis* данной стадии выделяются трудно. Отмечается увеличение общего объема растения, размеров листочков и число осей второго порядка. Первичная корневая система отмирает к концу виргинильного периода.

**У молодых генеративных растений A. vernalis (g<sub>1</sub>)** начинается процесс формирования корневища, имеющего грушевидную форму. Длина корневища 2 – 3,5 см, диаметр 0,7 – 1 см. Начинается ветвление корневища, наступает процесс образования дерновины (Пошкурлат, 2000). Данные экземпляры могут быть представлены одним побегом или несколькими (от 2 до 5), из которых цветущими бывает только один, редко два побега. Первый цветок появляется на оси первого порядка. Часто он с недоразвитыми тычинками и пестиками, но даже вполне развитые цветки, как правило, в первый год не образуют плодов (Пошкурлат, 2000).

У молодых генеративных экземпляров увеличивается число осей второго порядка, образуются оси третьего порядка. На главной оси сокращается число ассимиляционных листьев.

Продолжительность восходящего этапа развития в генеративном периоде составляет в среднем 10 – 15 лет (Пошкурлат, 2000; Онтогенетический атлас растений, 2007).

**Средневозрастные генеративные растения (g<sub>2</sub>).** Особи *A. vernalis* имеют компактную, правильную округлую форму, в среднем 15 – 20 см в диаметре его основания, иногда до 40 см. Такие растения имеют максимальные показатели. Общее количество побегов одной особи вида варьирует от 6 – 20, реже до 35 штук, которое зависит от экологических условий, состояния особей *A. vernalis* и ценопопуляции в целом, причем цветущих побегов насчитывается до 100 %.

Отдельные побеги несут до 7 осей второго порядка, их высота колеблется от 30 до 65 см, образуются оси третьего порядка, очень редко - четвертого порядка. Количество листьев на осях второго порядка достигает от 32 до 35. Диаметр цветка на главной оси составляет 5 – 6 см, количество плодов – 60 – 70 шт.

Корневище сильно разветвлено. На более крупных ветвях корневища образуются мощные побеги, на тонких ветвях - слабые. Из нижних, более слабых почек возобновления раньше других развиваются вегетативные побеги. Этап максимального развития предположительно соответствует возрасту 40 – 50 лет (Пошкурлат, 2000).

**Старые генеративные растения A. vernalis (g<sub>3</sub>)** имеют эллипсовидную форму с "проплешиной" в центре до 20 см. Центральные участки корневища разрушаются. Уменьшается высота побегов (40 – 47 см) и число осей третьего порядка до 1 - 3, затем они полностью исчезают; позже перестают развиваться оси второго порядка. Уменьшается число цветков: раньше всего становятся вегетативными верхние оси второго порядка, затем - нижние. Дольше всех образуют цветки оси второго порядка в средней части главного побега. В дальнейшем цветущими остаются только оси первого

порядка. Размер цветков сокращается до 4-5 см в диаметре, образуется меньше плодов. В средней части экземпляра появляются слабые вегетативные побеги.

С возрастом длина осей второго порядка уменьшается до 15 см, число листьев на них также сокращается до 10 – 12, а главная ось, наоборот, удлиняется до 30 – 38 см, число листьев увеличивается до 7 – 8. В подобном растении насчитывается от 6 до 9 побегов, количество генеративных побегов снижается от 5 до 3, иногда до 1. Снижается и диаметр особи *A. vernalis*, дерновина становится более рыхлой.

**Субсенильный этап (ss).** Величина *A. vernalis* по большому диаметру варьирует от 20 до 30 см. Побеги низкорослые, 16 - 25 см, редко 35 см, они разветвлены только до осей второго порядка. Центральная часть корневища разрушена. Последние корневища обычно короткие (14-17 см). Корни тонкие и их мало, в среднем 12 - 17 на один побег.

**Сенильные растения (s)** встречаются крайне редко. У них один вегетативный побег ювенильного типа, высота которого 10 – 15 см. Нам встречались особи всего 5 - 6 см высотой с одним корнем. Стержневой корень отсутствует.

Часто в условиях угнетения на сухих склонах и пастбищах с интенсивной нагрузкой особи *A. vernalis* всю жизнь развивают только один побег. Обычно у них сильно затягивается виргинильный период: генеративный период непродолжителен, после чего однопобеговые растения долго существуют в сенильном состоянии. Возможно, что многие экземпляры после вегетативного периода сразу переходят в сенильный этап своего развития.

Продолжительность жизни *A. vernalis* в значительной степени определяется характером вегетативного возобновления. По данным ряда авторов общая продолжительность онтогенеза *A. vernalis* достигает 150 лет. В первые годы роста *A. vernalis* образует только вегетативные побеги, генеративные побеги появляются лишь на 5—6 год и более, в зависимости от экологических условий, жизненного состояния особей *A. vernalis* и степени угнетенности мест его произрастания. На основе собранного материала нами предлагаются диагнозы и ключи определения онтогенетических групп *A. vernalis* (табл.1).

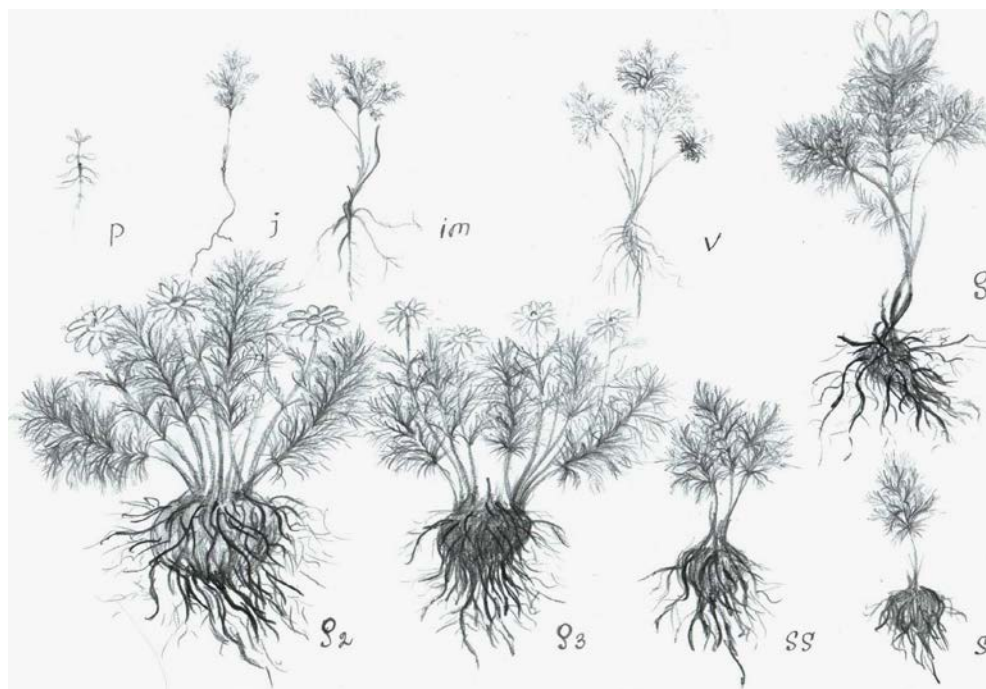


Рис. 1 Онтогенетические стадии *A. vernalis* (Саидова Н. В.)

Таблица 1

Диагнозы и ключи определения онтогенетических групп *A. vernalis*

|    |   |   |
|----|---|---|
| 1. | Растения представлены только вегетативными побегами.....  | <b>2</b>                                    |
| 0. | Растения имеют вегетативные и генеративные побеги.....  | <b>7</b>                                    |
| 2. | Семядольные листья живые, зеленые.....  | <b><u>проростки</u></b>                     |
| 0. | Семядольные листья не сохраняются.....  | <b>3</b>                                    |
| 3. | Растение представлено только осью первого порядка, высотой до 20 см с сидячими ассимиляционными листьями. Самые крупные листья расположены в средней части побега.....  | <b><u>ювенильные</u></b>                    |
| 0. | Главный побег имеет оси второго порядка.....  | <b>4</b>                                    |
| 4. | Дольки листьев шире, чем у взрослых экземпляров. Наиболее крупные листья расположены в средней части оси первого порядка.....   | <b><u>имматурные</u></b>                    |
| 0. | Оси второго порядка длиннее главной оси.....  | <b>5</b>                                    |
| 5. | Первичная корневая система молодая, не разрушающаяся.....   | <b><u>виргинильные</u></b>                  |
| 0. | Корневище старое, с разрушающимся центральным участком.....   | <b>6</b>                                    |
| 6. | Дерновина рыхлая. Побеги низкорослые, отсутствуют цветущие, высотой 16 – 25 см, разветвлены до осей второго порядка и расположены на периферии корневища. Центральная часть корневища разрушена. «Ломаность» растения достигает 20 – 23 см.....   | <b><u>субсенильные</u></b>                  |
| 0. | Растение одиночное, стержневой корень отсутствует.....  | <b><u>сенильные</u></b>                     |
| 7. | Генеративных побегов 1 - 2 (редко 4 - 5). Число листьев на главной оси до 5 - 6. Имеются оси третьего порядка.....  | <b><u>молодые генеративные</u></b>          |
| 0. | Растение имеет правильную, компактную форму.....  | <b>8</b>                                    |
| 8. | Число генеративных побегов в растении преобладает над вегетативными, общее число побегов варьирует от 9 до 20. Корневище растет в толщину и имеет плотную сердцевину.....   | <b><u>средневозрастные генеративные</u></b> |
| 0. | Число генеративных побегов в особи сокращается, преобладают вегетативные, общее число побегов варьирует от 5 – 11 штук, в среднем около 6 - 9. Сердцевина корневища разрушена. Высота главного побега почти равна высоте осей второго порядка. Растение имеет округлую форму с «проплешиной» в середине до 20 см..... | <b><u>старые генеративные</u></b>           |

#### 4.3 Онтогенетическая структура ценопопуляций *A. vernalis* и влияние на нее климатических и эколого-ценотических условий.

Онтогенетическая структура популяции в той или иной мере отражает общее состояние, а также перспективы развития популяции (Заугольнова, 1987).



Рис. 2 Динамика средней численности популяций *A. vernalis* в разных зональных условиях (по районам) за 2003-2005 гг.

В целом общая динамика численности в ценопопуляциях по годам практически не варьирует (рис. 2), что обусловлено длительностью онтогенеза (150 лет). Вспышки численности вызваны иногда дружным проращением семян и образованием проростков, однако большинство их гибнет в неблагоприятных климатических условиях севера либо при интенсивном антропогенном воздействии на юге, поэтому и колебания численности незначительны. Наибольшая численность на 100м<sup>2</sup> отмечается на территории ООПТ (в Арском, Высокогорском и Верхнеуслонском районах РТ). При сравнении онтогенетических спектров ценопопуляций *A. vernalis*, были установлены базовые спектры для хвойно-широколиственной, широколиственной и лесостепной зон, в которых сохраняются постоянными соотношения во взрослой (более стабильной) части ценопопуляции (рис. 3 - 5).

Поскольку вариант спектра представляет собой некоторую обобщенную характеристику, то каждая конкретная ценопопуляция будет обладать спектром, несколько отклоняющимся от базового, т.е. для каждого базового спектра вида будет существовать некоторая зона, в пределах которой возможны колебания; теоретически она должна заключаться в пределах  $M \pm 3\sigma$ , где  $M$  – среднее значение относительной численности (в %) каждой онтогенетической группы,  $\sigma$  – среднее квадратичное отклонение. На основе полученных данных были построены графики (рис. 3 - 5).

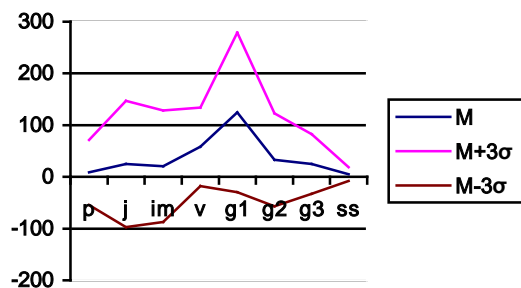


Рис. 3 Базовый спектр онтогенетической структуры *Adonis vernalis* L. в зоне хвойно-широколиственных лесов РТ.

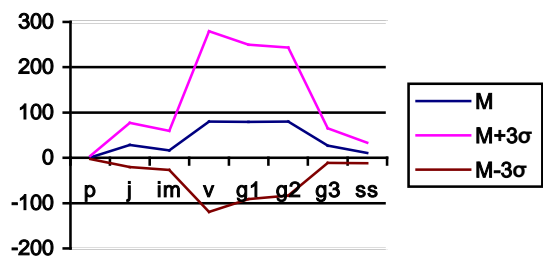


Рис. 4 Базовый спектр онтогенетической структуры *Adonis vernalis* L. в зоне широколиственных лесов РТ.

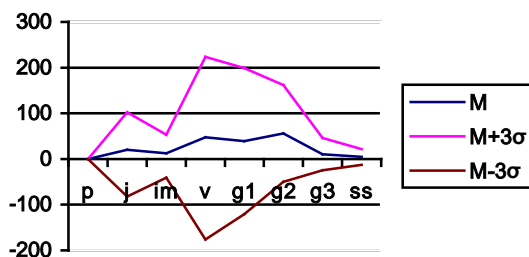


Рис. 5 Базовый спектр онтогенетической структуры *Adonis vernalis* L. в лесостепной зоне РТ.

В онтогенетической структуре изучаемых ценопопуляций *A. vernalis* во всех трех исследуемых ботанико-географических зонах преобладают в основном молодые и зрелые генеративные, а также виргинильные особи данного вида растения, что вызвано наибольшей продолжительностью жизни (10 - 50 лет) генеративных особей и соответствует **характерному онтогенетическому спектру (ХОС)** данной биоморфы. По классификации Л.Б. Заугольной (1994) для *A. vernalis*, как вида со сложным онтогенезом, неглубоким омоложением, развивающегося по моноцентрическому типу -



ХОС является центрированным, т.е. для такого онтогенетического спектра характерно преобладание генеративных растений ( $g_1$  и  $g_2$ ), что говорит о дефинитивном, т.е. устойчивом состоянии ценопопуляций *A. vernalis*.

Однако можно отметить и некоторые отличия. Так базовый спектр ценопопуляций зоны хвойно-широколиственных лесов на севере РТ, где климатические условия менее благоприятны островершинный, максимум приходится на молодые генеративные особи. Это обусловлено сокращением онтогенеза в неблагоприятных климатических условиях. Более низкие среднегодовые и средние летние температуры подтаежной зоны не позволяют накапливать достаточное количество органического вещества для формирования многопобеговой структуры – дерновины и соответственно мало средневозрастных и старых генеративных особей. Основным механизмом устойчивости вида здесь является семенное размножение, поэтому довольно высока доля проростков и ювенильных растений.

Базовые спектры ценопопуляций в зоне широколиственных лесов и лесостепи практически одинаковы, спектр центрированный, максимум характерен для взрослых онтогенетических фракций – виргинильные, молодые и средневозрастные генеративные особи. Онтогенез полный, хорошо формируются многопобеговые дерновины средневозрастных генеративных особей, подобная возрастная структура более стабильна. Основным механизмом устойчивости здесь – формирование крупной долговечной дерновины генеративных особей

Проведенный онтогенетический анализ *A. vernalis* показывает, что только 11,5 % ценопопуляций являются полночленными, 15,4 % – не имеют субсенильных особей, а 84,6 % – проростков. Часто отсутствие проростков связано со временем сбора (апрель-май), на севере РТ проростки хорошо заметны только в июне, а на юге, их прорастание проходит осенью.

Проведенный онтогенетический анализ ценопопуляций *A. vernalis* трех ботанико-географических зон на территории РТ показывает, что онтогенетическая структура хотя и поливариантна в разных ценопопуляциях, тем ни менее однотипна, имеет центрированный вид онтогенетического спектра и довольно стабильна в динамике. Численность в ценопопуляциях зон хвойно-широколиственных и широколиственных лесов высокая, и варьирует от 250 до 400 особей, кроме самой северной точки его ареала (Балтасинский район – около 160 особей), но участки, занимаемые адонисом не более 5-10 га. Напротив, в лесостепной зоне численность колеблется от 16 (при интенсивной пастбе и эрозии) до 600 особей (при отсутствии антропогенного воздействия) на 100 м<sup>2</sup>, но здесь адонис занимает десятки и сотни гектаров. Устойчивое состояние ценопопуляций *A. vernalis* на севере, северо-западе РТ связано с тем, что большинство мест его произрастания взято под охрану, а, следовательно, испытывают меньший антропогенный прессинг. В лесостепной зоне *A. vernalis* находится в естественных, как правило, на неохраемых участках и испытывает как антропогенное воздействие, так и большую конкуренцию за комплекс природных ресурсов со стороны степных видов растений.

#### **4.4 Поливариантность онтогенетической структуры *A. vernalis* в условиях разной экспозиции склонов на территории лесной зоны.**

Для разработки механизмов устойчивости и динамичности вида в ценозе необходима количественная оценка характера и степени изменений численности и онтогенетического состава во времени; интенсивность отмирания особей; темпы их онтогенетического развития (Заугольнова Л. Б., 1977). В данной работе мы сопоставили ценопопуляции *A. vernalis* на основе изменения во времени численности, плотности и онтогенетического состава их ценопопуляций, а также возрастности, энергетической эффективности и их соотношений, индексов восстановления, замещения, и нашли количественные характеристики для сравнения степени динамичности вида во времени.

Данные по этим параметрам представлены в сводных таблицах. Также представлена динамика онтогенетических спектров и плотностей особей в исследуемых ценопопуляциях за 2003 и 2005 гг.

На примере четырнадцати ценопопуляций рассматривалась динамика онтогенетической структуры, где закладывались площади определенного размера (100 м<sup>2</sup>). Исследования в экстремальных климатических условиях произрастания, на границе ареала, являются актуальными, а именно, (Балтасинский – ЦП 1 (Кня); 2 (Карадуваны); Арский – ЦП 3, 4, 5 (Янга - Салы); 6, 7, 8 (Толонгер); Высокогорский – ЦП 9, 10, 11 (Эстачи); Верхнеуслонский – ЦП 12 (Маркваша); Апастовский – ЦП 13; Бавлинский – 14 в районах РТ). Районы даны по мере удаления с севера и северо-востока, на северо-запад и юго-восток РТ.

Анализируя материал по данным популяции *A. vernalis* в зоне хвойно-широколиственных лесов, а также как и в зоне широколиственных лесов, можно отметить, что на протяжении ряда исследуемых лет онтогенетические спектры, в основном, имеют центрированный вид, где преобладают молодые генеративные особи, что соответствует ХОС *A. vernalis*. К тому же, численность изучаемого вида в 2005 году возросла по сравнению с 2003 годом. Так, средняя его численность в 2003 году составляла 301,13 особей на 100 м<sup>2</sup>, средняя плотность – 3,01 на 1 м<sup>2</sup>, а в 2005 году средняя численность – 343,25 особей на 100 м<sup>2</sup>, средняя плотность – 3,43 на 1 м<sup>2</sup>. На основе сводных таблиц мы можем видеть, что увеличение численности достигается за счет проростков, ювенильных и имматурных растений, а у особей виргинильных и генеративных групп, наоборот, наблюдается снижение численности. Так, в 2003 году на долю проростков приходилось 2,82 % всех особей *A. vernalis*, на долю ювенильных – 8,55 %, имматурных – 6,81 %, виргинильных – 19,34 %, молодых генеративных – 41,34 %, зрелых генеративных – 11,17 %, стареющих генеративных – 8,22 %, субсенильных – 1,74 %. В 2005 году на долю проростков пришлось – 2,99 %, ювенильных – 13,04 %, имматурных – 11,18 %, виргинильных – 9,91 %, молодых генеративных – 38,75 %, зрелых генеративных – 11,11 %, стареющих генеративных – 9,76 %, субсенильных – 1,71 %, сенильных – 0,47 %.

Наибольшее снижение численности наблюдается на склонах Балтасинского и Арского районов, причем в Янга-Салах (Арский район) территория произрастания *A. vernalis* является ООПТ. Возможно, это связано с несанкционированной деятельностью на данной территории, например, выпасом скота. Такое угнетающее воздействие на ценопопуляции, вызванное антропогенным прессингом, на наш взгляд, приводит к увеличению численности молодых особей, т.к. известно, что в стрессовых условиях растение стремится оставить максимальное количество потомства, на что тратит большее количество энергии.

В зоне широколиственных лесов состояние популяции *A. vernalis* более стабильное. Так, средняя его численность в 2003 году составила 302,5 особей на 100 м<sup>2</sup>, средняя плотность – 3,02 на 1 м<sup>2</sup>, а в 2005 году – 368,5 и 3,68 соответственно. Доля ювенильных растений в 2003 году составила 5,87 % всех особей *A. vernalis*, доля имматурных – 11,49 %, виргинильных – 21,32 %, молодых генеративных – 13,80 %, зрелых генеративных – 35,7 %, стареющих генеративных – 8,51 %, субсенильных – 3,31 %. Проростки в этом году найдены не были. В 2005 году на долю проростков пришлось – 2,24 %, ювенильных – 7,80 %, имматурных – 7,87 %, виргинильных – 36,84 %, молодых генеративных – 18,59 %, зрелых генеративных – 23,82 %, стареющих генеративных – 18,32 %, субсенильных – 1,02 %.

Данные изменения численности популяций характеризуют также индексы восстановления и замещения. Как в зоне хвойно-широколиственных, так и в зоне широколиственных лесов у 50 % ценопопуляций (ЦП) наблюдается снижение индексов восстановления и замещения и только 25 % ЦП в зоне хвойно-



широколиственных лесов наблюдается их увеличение, что еще раз указывает на влияние антропогенного фактора.

Анализ возрастности и эффективности ЦП *A. vernalis* говорит о том, что из 26 исследованных в динамике ценопопуляций, молодые ценопопуляции составляют 30,8 %; зреющие – 30,8 %; переходные – 3,8 %; зрелые – 34,6 %. На склонах юго-западной и западной экспозиций отмечено 33,3 % молодых ЦП, 50,0 % - зреющих и 16,7 % - зрелых. На склонах юго – восточной экспозиции молодых и переходных ЦП отмечено 28,6 %, зреющих – 28,6 % и зрелых – 42,9 %. На южных склонах молодые ЦП составляют 16,7 %, а зрелые – 66,7 % .

Изучение влияния экспозиции склонов на состояние ценопопуляции *A. vernalis* представляет не меньший интерес, чем его изучение в различных ботанико-географических зонах. В связи с этим, в течение нескольких лет нами проводились исследования популяций на участках склонов разной экспозиции. В лесной зоне ценопопуляции *A. vernalis*, как правило, занимают участки южной и юго-западной экспозиций, более прогреваемые и быстро освобождающиеся от снега, в лесостепной зоне это могут быть как равнинные участки, так и склоновые.

Поливариантность онтогенетической структуры и ее динамики в условиях разной экспозиции склонов мы рассмотрим только на примере ООПТ «Эстачинский склон». В 2005 году были заложены 3 площади по 100 м<sup>2</sup> каждая, которые отличались только своей экспозицией: юго-восточная, юго-западная, западная. Их онтогенетические спектры приведены в таблице 4.

Таблица 4

**Сравнительные показатели плотности и онтогенетических спектров  
*A. vernalis* за 2005 год на ООПТ «Эстачинский склон» Высокогорского района РТ  
юго-западной, юго-восточной, западной экспозиций.**

| Онтогенетические группы | юго-западный склон |                            |   | юго-восточный склон |                            |   | западный склон |                            |   |
|-------------------------|--------------------|----------------------------|---|---------------------|----------------------------|---|----------------|----------------------------|---|
|                         | число особей       | Онтогенетический спектр, % | Средняя плотность, (на 1 м <sup>2</sup> ) | Число особей        | Онтогенетический спектр, % | Средняя плотность, (на 1 м <sup>2</sup> ) | Число особей   | Онтогенетический спектр, % | Средняя плотность, (на 1 м <sup>2</sup> ) |
| j                       | 27                 | 7,6                        | 0,27                                      | 34                  | 9                          | 0,34                                      | 51             | 10,6                       | 0,51                                      |
| im                      | 21                 | 6                          | 0,21                                      | 19                  | 5,1                        | 0,19                                      | 12             | 2,5                        | 0,12                                      |
| v                       | 139                | 39,4                       | 1,39                                      | 79                  | 21                         | 0,79                                      | 160            | 33,1                       | 1,6                                       |
| g1                      | 49                 | 13,9                       | 0,49                                      | 40                  | 10,6                       | 0,4                                       | 62             | 12,8                       | 0,62                                      |
| g2                      | 63                 | 17,8                       | 0,63                                      | 157                 | 41,8                       | 1,57                                      | 150            | 31,1                       | 1,5                                       |
| g3                      | 37                 | 10,5                       | 0,37                                      | 34                  | 9                          | 0,34                                      | 28             | 5,8                        | 0,28                                      |
| ss                      | 17                 | 4,8                        | 0,17                                      | 13                  | 3,5                        | 0,13                                      | 20             | 4,1                        | 0,2                                       |
| Σ                       | 353                | 100                        | 3,53                                      | 376                 | 100                        | 3,76                                      | 483            | 100                        | 4,83                                      |

Анализ данных исследуемых параметров показывает, что наибольшая численность особей *A. vernalis* на 100 м<sup>2</sup>, как правило, отмечается на более прогреваемых склонах (южной и юго-западной экспозиции). Численность ценопопуляций несколько снижается на склонах юго-восточной экспозиции.

Наиболее благоприятные климатические и фитоценоотические условия складываются на склонах юго-западной экспозиции. Здесь произрастают, в основном, травы суходольных лугов. В этом случае конкурентные отношения за комплекс природных ресурсов несколько снижаются и популяция *A. vernalis* оказывается в наиболее благоприятных экологических условиях, что подтверждается основными статистическими показателями, приведенными в таблице 5.

**Основные статистические показатели ценопуляций *A. vernalis* в  
Высокогорском районе (ООПТ «Эстачинский склон») на склонах различных  
экспозиций, 2005 г.**

| Показатели   | юго-западный<br>склон | юго-восточный<br>склон             | западный склон |
|--|-----------------------|------------------------------------|----------------|
| Онтогенетический индекс ( $\Delta$ )                           | 0,30                  | 0,36                               | 0,31           |
| Средняя энергетическая<br>эффективность популяции ( $\omega$ ) | 0,56                  | 0,69                               | 0,57           |
| Индекс восстановления, $I_v$ (%)                               | 26,00                 | 10,00                              | 18,00          |
| Индекс замещения, $I_z$ (%)                                    | 21,46                 | 9,00                               | 15,80          |
| Тип популяции  | молодая               | молодая, перехо-<br>дящая в зрелую | молодая        |

**ГЛАВА 5 ВИТАЛИТЕТНАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ  
*A. VERNALIS* И ВЛИЯНИЕ НА НЕЕ ЭКОЛОГО – ЦЕНОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ**

Под виталитетом следует понимать «...характеристику жизненного состояния, определяемую на основе морфометрических параметров» (Злобин, 1989).

**5.1 Морфоструктура ценопопуляций *A. vernalis* и влияние на нее эколого-ценотических условий.**

Разные особи одного вида в кульминационной точке своего развития достигают различной мощности, различной степени выраженности вегетативной и генеративной сферы.

Для оценки жизненного состояния особей *A. vernalis* в ценопопуляциях приведены различные **морфометрические параметры** (ММП) или (далее морфопараметры), которые следует учитывать в зависимости от их онтогенетического состояния.

Для выявления степени влияния факторов окружающей среды на состояние *A. vernalis* поставлены и изучены следующие вопросы: 1) определить, какие из вышеуказанных морфометрических параметров имеют значимые отличия в ценопопуляциях, т. е. являются чувствительными; 2) выявить связь тех или иных факторов окружающей среды с **чувствительными морфометрическими параметрами** (ЧМП) методом корреляционного анализа; 3) на основе составленных корреляционных матриц определить ЧМП, имеющих линейную и нелинейную связь с факторами окружающей среды; 4) среди ЧМП с линейной связью провести корреляцию их друг с другом для выявления избыточных параметров.

На основе полученного ряда ЧМП составлены ключи для определения жизненности особей *A. vernalis* и прогнозирования состояния и развития ценопопуляций вида в различных климатических условиях. Предполагается, что некоторые из перечисленных признаков являются значимыми показателями степени благоприятности условий для произрастания *A. vernalis*, а, следовательно, и состояния изучаемого вида в данных местах обитания.

**5.2 Жизненное состояние особей *A. vernalis* и их ценопопуляций и влияние на них эколого-ценотических условий.** Жизненность — это та или иная приспособленность данного вида к окружающей обстановке (Алехин, 1938).

Оценка виталитетного состояния особей проводилась по комплексу морфометрических параметров *A. vernalis* и разработанной нами восьмибалльной шкале генеративных и постгенеративных особей вида. В ее основу были положены принципы, использованные в шкале А.А. Уранова (1960), применительно не только к популяции, но и к отдельной особи. (Табл. 6 - 9).

Таблица 6

**Шкала жизненности молодых генеративных особей ( $g_1$ ) *A. vernalis* (в баллах)<sup>1</sup>**

| Баллы | Высота растения, см | Число побегов особи | Число генеративных побегов | Ширина листа, см |
|-------|---------------------|---------------------|----------------------------|------------------|
| 8     | 33 и более          | 4 - 5               | 3 - 4                      | 8 и более        |
| 7     | 30 - 33             | 3 - 4               | 3 - 2                      | 7 - 8            |
| 6     | 27 - 30             | 2                   | 2                          | 7 - 8            |
| 5     | 25 - 27             | 2                   | 2                          | 6 - 7            |
| 4     | 22 - 25             | 1 - 2               | 1 - 2                      | 5 - 6            |
| 3     | 18 - 22             | 1 - 2               | 1 - 2                      | 4 - 5            |
| 2     | 15 - 18             | 1                   | 1                          | 4 и менее        |
| 1     | 15 и менее          | 1                   | 1                          | 4 и менее        |

<sup>1</sup> Морфометрические параметры приведены на этап завершения фазы плодоношения.

Таблица 7

**Шкала жизненности среднезрелых генеративных особей ( $g_2$ ) *A. vernalis* (в баллах)**

| Баллы | Высота растения, см | Число побегов в дерновине | Число генеративных побегов | Ширина листа, см |
|-------|---------------------|---------------------------|----------------------------|------------------|
| 8     | 60 и более          | 30 и более                | 25 и более                 | 8 и более        |
| 7     | 57 - 60             | 27 - 30                   | 22 - 25                    | 7 - 8            |
| 6     | 54 - 57             | 22 - 26                   | 18 - 21                    | 7 - 8            |
| 5     | 51 - 54             | 17 - 21                   | 14 - 17                    | 6 - 7            |
| 4     | 48 - 51             | 13 - 17                   | 10 - 13                    | 5 - 6            |
| 3     | 46 - 48             | 9 - 13                    | 7 - 9                      | 4 - 5            |
| 2     | 44 - 46             | 4 - 8                     | 4 - 6                      | 4 и менее        |
| 1     | 40 и менее          | 3 и менее                 | 3 и менее                  | 4 и менее        |

Таблица 8

**Шкала жизненности стареющих генеративных особей ( $g_3$ ) *A. vernalis* (в баллах)**

| Баллы | Высота растения, см | Число побегов особи | Число генеративных побегов | Ширина листа, см |
|-------|---------------------|---------------------|----------------------------|------------------|
| 8     | 48 и более          | 15 и более          | 12 и более                 | 8 и более        |
| 7     | 47 - 48             | 13 - 14             | 10 - 11                    | 7 - 8            |
| 6     | 46 - 47             | 11 - 12             | 8 - 9                      | 7 - 8            |
| 5     | 45 - 46             | 9 - 10              | 6 - 7                      | 7                |
| 4     | 44 - 45             | 7 - 8               | 4 - 5                      | 7                |
| 3     | 43 - 44             | 5 - 6               | 3 - 4                      | 6 - 7            |
| 2     | 42 - 43             | 3 - 4               | 2 - 3                      | 6 - 7            |
| 1     | 42 и менее          | 1 - 2 и менее       | 1 и менее                  | 6 - 7            |

Таблица 9

**Шкала жизненности постгенеративных особей *A. vernalis* (в баллах).**

| Баллы | Высота побега, см | Число листьев на главном побеге |
|-------|-------------------|---------------------------------|
| 4     | 27 - 30           | 13 - 15 и более                 |
| 3     | 23 - 26           | 10 - 12                         |
| 2     | 19 - 22           | 7 - 9                           |
| 1     | 15 - 18           | 4 - 6                           |

Для оценки семенной продуктивности генеративных особей в разных зональных условиях, подсчитывалось количество семян на один побег различных генеративных особей, среднее количество генеративных побегов на дерновину и среднее количество семян на 1м<sup>2</sup> (табл.10).

В северных ценопопуляциях зоны хвойно-широколиственных лесов (Балтасинский (I), Арский (II) районы) среднее количество семян на один побег меньше (51,42 и 51,63 семян соответственно), чем в южных районах зоны широколиственных лесов (Высокогорский (III) – 54,39, Верхнеуслонский (IV) – 54,58, Апастовский районы (V) – 53,7 семян) и лесостепи (Бавлинский район (VI) – 52,37, табл. 10). Все районы исследования были сравнены друг с другом с помощью тестов Стьюдента и Крускала-Уоллиса, для поиска статистически значимых различий между средним количеством семян, приходящимся на один побег. Ни для одной из пар районов статистическое значимое различие подтверждено не было.

На севере также часто отмечаются молодые генеративные особи, представленные одиночными побегами, причем их число составляет 30 - 50% от общего количества генеративных особей в ценопопуляции. По-видимому, это обусловлено сокращением онтогенеза в неблагоприятных климатических условиях, более низкие среднегодовые и средние летние температуры подтаежной зоны не позволяют накапливать достаточное количество органического вещества для формирования многопобеговой дерновины.

Таблица 10

**Семенная продуктивность *A. vernalis* в разных зональных условиях**

| Стадия онтогенеза | Средние значения количества семян на 1м <sup>2</sup> по районам исследования |        |               |                 |             |            |
|-------------------|--|--------|---------------|-----------------|-------------|------------|
|                   | Балтасинский   | Арский | Высокогорский | Верхнеуслонский | Апастовский | Бавлинский |
| g <sub>1</sub>    | 44,1   | 64,2   | 47,0          | 28,6            | 40,1        | 10,5       |
| g <sub>2</sub>    | 10,2   | 359,9  | 1929,0        | 172,0           | 147,5       | 197,0      |
| g <sub>3</sub>    | 12,5   | 127,4  | 197,9         | 30,8            | 94,7        | 17,6       |
| Σ                 | 66,8   | 551,5  | 2173,9        | 231,4           | 282,3       | 225,1      |

На семенную продуктивность *A. vernalis* влияют как климатические, так и антропогенные факторы среды. При оценке средних показателей генеративных побегов в особях, плотности генеративных растений на 1 м<sup>2</sup> и числа семян на 1 м<sup>2</sup> отмечаются достоверные различия по районам. При антропогенной нагрузке, которая отмечалась в ЦП I, IV, V, VI районов (эрозия, рекреация, выпас скота) происходит общее снижение численности и семенной продуктивности, однако в благоприятных климатических условиях зоны широколиственных лесов и лесостепи (IV и V, VI) число семян на 1м<sup>2</sup> составляет 225 – 282 штуки. В зоне хвойно-широколиственных лесов - 66,8 штук, что обусловлено не очень подходящими фитоценозами – суходольные луга и размерами особей *A. vernalis*. Так число генеративных побегов в зрелых и старых генеративных особей вида на севере в среднем составляет 3 - 9 побегов, в лесостепной зоне и зоне широколиственных лесов – 11 - 17 побегов. Все это соответственно сказывается на общей семенной продуктивности генеративных особей и количестве семян на 1м<sup>2</sup>. В лесостепной зоне умеренный выпас скота, ослабляет межвидовую конкуренцию с крупными степными видами трав и часто способствует разрастанию генеративных дерновин. Ведь *A. vernalis* считается ядовитым растением, поэтому скотом не поедается, тем не менее, одиночные побеги прегенеративной фракции вытаптываются, в то время как плотные дерновины генеративных особей остаются, и семенная продуктивность в целом сильно не снижается.

На основе этих данных были составлены сводные таблицы жизненности особей и ценопопуляций *A. vernalis* в различных зональных условиях. Приведены значения таких

показателей, как средний балл жизненности особей различных онтогенетических состояний, средний балл жизненности особи в ценопопуляции, показатель жизненности ценопопуляций (суммарная жизненность на 100 м<sup>2</sup>), относительный показатель жизненности, встречаемость особей с разными баллами жизненности (%).

Составлена шкала жизненности ценопопуляции *A. vernalis*, каждый критерий в которой оценивается по пятибалльной системе (табл. 11).

Таблица 11

**Шкала жизненности ценопопуляции *A. vernalis*.**

| Критерии  | Баллы          |             |               |                |              |
|---|----------------|-------------|---------------|----------------|--------------|
|   | 1              | 2           | 3             | 4              | 5            |
| Численность особей                                      | Менее 200      | 200 - 300   | 300 - 400     | 400 - 500      | Более 500    |
| Онтогенетический спектр                                 | Правосторонний | Бимодальный | Левосторонний | Центрированный |              |
| Средний балл жизненности особей <i>A. vernalis</i> в ЦП | 1 - 2          | 2 - 3       | 3 - 4         | 4 - 5          | 5 - 6        |
| Индекс возрастности, ( $\Delta$ )                       | 0,15 - 0,21    | 0,21 - 0,25 | 0,25 - 0,29   | 0,29 - 0,35    | 0,35 - 0,42  |
| Средняя энергетическая эффективность популяции ( $w$ )  | 0,35 - 0,44    | 0,44 - 0,51 | 0,51 - 0,60   | 0,60 - 0,70    | 0,70 - 0,80  |
| Индекс восстановления, ( $J_v$ )                        | до 0,06        | 0,06 - 0,12 | 0,12 - 0,18   | 0,18 - 0,24    | 0,24 - 0,27  |
| Индекс замещения, ( $J_3$ )                             | до 0,04        | 0,04 - 0,10 | 0,10 - 0,23   | 0,23 - 0,4     | более 0,4    |
| Количество семян на 1 м <sup>2</sup>                    | 100 и менее    | 100 - 399   | 400 - 699     | 700 - 999      | 1000 и более |
| Сумма баллов  | 5 - 8          | 9 - 12      | 13 - 15       | 16 - 20        | 21 - 25      |

## ГЛАВА 6 ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *A. VERNALIS* И ВЛИЯНИЕ НА НЕЕ ЭКОЛОГО – ЦЕНОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

Под пространственной структурой понимается взаимное размещение элементов (рамет, особей) по отношению друг к другу с учетом их онтогенетического состояния, продуктивности и динамики во времени (Уранов и др., 1977; Заугольнова и др., 1988).

Исследования пространственной структуры *A. vernalis* проводились методом картирования особей вида с учетом их положения и онтогенетического состояния на определенной площади, на основе которого: 1) визуально выделялись скопления и заносились на карту (в качестве примера приводится картосхема ЦП 3 (рис. 6); 2) выделялись и исследовались скопления с помощью трансект разной ширины (табл. 12).

Анализ пространственной структуры изучаемых ценопопуляций проводился с использованием программы MapInfo, а также анализ точечных мозаик был проведен с помощью пакета SPATSTAT (Baddeley, Turner, 2005) в среде R (R Development Core Team, 2006).

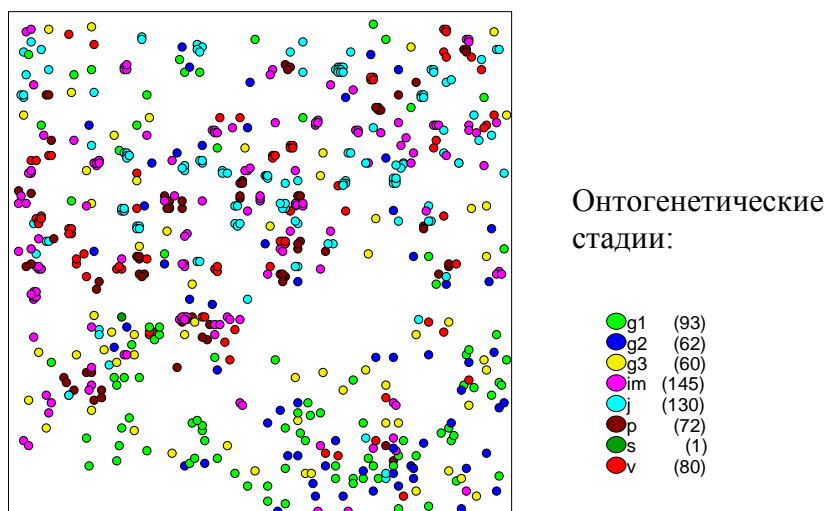


Рис. 6 ЦП 3, Янга – Сала, Арский район, склон юго-западной экспозиции (2005 год)

Хотя характер пространственной структуры практически на всех площадках агрегативный, тем не менее можно отметить некоторые закономерности:

1. скопления чаще бывают разных онтогенетических групп, но либо в онтогенетической структуре преобладают только прегенеративные особи (p, j, im), либо преимущественно генеративные (g<sub>1</sub>, g<sub>2</sub>), либо молодые генеративные с j и im и значительно реже встречаются полновозрастные скопления большего размера;

2. если ведется выпас скота, то на средней и верхней части склонов преобладают скопления с большой численностью прегенеративных особей, что, по-видимому, объясняется лучшей прогреваемостью и часто отсутствием скотных троп, т.е. нет вытаптывания;

3. напротив, в нижней части склонов преобладают скопления генеративных особей, образующих крупные дерновины, это объясняется, по-видимому, более низкими температурами здесь, что возможно сказывается на прорастании семян, а, скорее всего, вызвано вытаптыванием мелких растений скотом, при этом мощные дерновины не страдают. Кроме того, ядовитый *A. vernalis* не поедается скотом, при этом stravливается большая часть растений и резко снижается конкуренция;

4. также было отмечено, что наиболее крупные в диаметре дерновины отмечены в Высокогорском районе, размер в среднем 50 см x 50 см, при этом отмечалось максимальное число побегов в дерновине – для g<sub>2</sub> до 32 только цветущих. На севере, в Балтасинском районе (Кня, Карадуваны), диаметр дерновины в среднем был 15 см x 15 см, количество цветущих побегов для g<sub>2</sub> – 4-6 штук. На северо-востоке в Арском районе (Янга-Сала) диаметр дерновины составлял в среднем 25 см x 25 см, количество цветущих побегов варьировало от 8 до 11 штук.

5. кроме того, выделялись участки с меньшей плотностью и большей плотностью, что чаще было вызвано конкуренцией со стороны более мощных конкурентных видов (*Festuca pratensis*, *Salvia verticillata*, *Artemisia absinthium*, *Echinops ruthenicus*, *Stipa pennata*, *Festuca valesiaca* и т.д.).

При использовании метода трансектного анализа (Заугольнова 1976, 1994) и метода примыкающих квадратов (Грейг – Смит, 1967) выделены скопления разного характера, отличающиеся не только плотностью, но и онтогенетической структурой, размером, формой, степенью дискретности и уровнем агрегированности (табл. 12).

Таблица 12

**Изменение численности по трансектам при 1 и 2-м уровнях агрегированности (минимальная плотность) в Карадуванах Балтасинского района.**

| Назва-<br>ние ЦП | График   | Уровень агрегированности  |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
|------------------|--|---------------------------|---------------------------|------------------------|---|-----|-----|---|-----|-----|---|-----|-----|---|-----|-----|---|-----|-----|---|-----|-----|---|-----|-----|---|-----|-----|---|-----|-----|----|-----|-----|----|-----|-----|----|-----|-----|----|-----|-----|----|-----|-----|----|-----|-----|----|-----|-----|----|-----|-----|----|-----|-----|----|-----|-----|----|-----|-----|----|------|------|
|                  |  |                           | 1<br>(20*0.25 м²)         | 2<br>(1*10 м²)         |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| Карадуваны       | <div><p>Изменение плотности особей (Карадуваны)</p><table border="1"><caption>Данные для графика: Изменение плотности особей (Карадуваны)</caption><thead><tr><th>кол-во площадок</th><th>0,25 кв.м (кол-во особей)</th><th>1 кв.м (кол-во особей)</th></tr></thead><tbody><tr><td>1</td><td>1.0</td><td>5.0</td></tr><tr><td>2</td><td>2.0</td><td>0.0</td></tr><tr><td>3</td><td>1.0</td><td>3.0</td></tr><tr><td>4</td><td>1.0</td><td>0.0</td></tr><tr><td>5</td><td>2.0</td><td>4.0</td></tr><tr><td>6</td><td>0.0</td><td>0.0</td></tr><tr><td>7</td><td>0.0</td><td>1.0</td></tr><tr><td>8</td><td>0.0</td><td>0.0</td></tr><tr><td>9</td><td>1.0</td><td>3.0</td></tr><tr><td>10</td><td>1.0</td><td>0.0</td></tr><tr><td>11</td><td>2.0</td><td>5.0</td></tr><tr><td>12</td><td>1.0</td><td>0.0</td></tr><tr><td>13</td><td>2.0</td><td>0.0</td></tr><tr><td>14</td><td>0.0</td><td>0.0</td></tr><tr><td>15</td><td>0.0</td><td>0.0</td></tr><tr><td>16</td><td>0.0</td><td>0.0</td></tr><tr><td>17</td><td>0.0</td><td>0.0</td></tr><tr><td>18</td><td>0.0</td><td>0.0</td></tr><tr><td>19</td><td>0.0</td><td>0.0</td></tr><tr><td>20</td><td>0.0</td><td>0.0</td></tr></tbody></table></div> | кол-во площадок           | 0,25 кв.м (кол-во особей) | 1 кв.м (кол-во особей) | 1 | 1.0 | 5.0 | 2 | 2.0 | 0.0 | 3 | 1.0 | 3.0 | 4 | 1.0 | 0.0 | 5 | 2.0 | 4.0 | 6 | 0.0 | 0.0 | 7 | 0.0 | 1.0 | 8 | 0.0 | 0.0 | 9 | 1.0 | 3.0 | 10 | 1.0 | 0.0 | 11 | 2.0 | 5.0 | 12 | 1.0 | 0.0 | 13 | 2.0 | 0.0 | 14 | 0.0 | 0.0 | 15 | 0.0 | 0.0 | 16 | 0.0 | 0.0 | 17 | 0.0 | 0.0 | 18 | 0.0 | 0.0 | 19 | 0.0 | 0.0 | 20 | 0.0 | 0.0 | La | 0.14 | 0.31 |
|                  | кол-во площадок  | 0,25 кв.м (кол-во особей) | 1 кв.м (кол-во особей)    |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
|                  | 1  | 1.0                       | 5.0                       |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
|                  | 2  | 2.0                       | 0.0                       |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
|                  | 3  | 1.0                       | 3.0                       |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| 4                | 1.0  | 0.0                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| 5                | 2.0  | 4.0                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| 6                | 0.0  | 0.0                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| 7                | 0.0  | 1.0                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| 8                | 0.0  | 0.0                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| 9                | 1.0  | 3.0                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| 10               | 1.0  | 0.0                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| 11               | 2.0  | 5.0                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| 12               | 1.0  | 0.0                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| 13               | 2.0  | 0.0                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| 14               | 0.0  | 0.0                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| 15               | 0.0  | 0.0                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| 16               | 0.0  | 0.0                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| 17               | 0.0  | 0.0                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| 18               | 0.0  | 0.0                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| 19               | 0.0  | 0.0                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| 20               | 0.0  | 0.0                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| Ma               | 2  | 4.7                       |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| Dm               | 0.81   | 0.79                      |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |
| Dl               | 0.72   | 0.66                      |                           |                        |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |   |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |     |     |    |      |      |

На основе трансектного анализа выявлены агрегации 1 и 2 порядка. Агрегации 1 порядка бывают трех типов: а) агрегации, состоящие из прегенеративных особей (плотность 4-6 особей на 0,5 м<sup>2</sup>); б) преимущественно генеративных (2-4 особи на 0,5 м<sup>2</sup>); в) разновозрастные (плотность 2-6 особей на 0,5 м<sup>2</sup>). Площадь агрегаций 2 порядка составляет 0,99 – 3,5 м<sup>2</sup>, среднее число особей 9 – 15. Агрегации второго порядка всегда разновозрастные. Агрегации носят как ярко выраженный дискретный характер, что отмечается на участках в лесостепных ландшафтах (недостаток влаги, интенсивность пастбы, конкурентное давление степных видов) и более или менее размытый (континуальный). Чаще всего отмечаются скопления обоих типов.

### Выводы

1. На основе биоморфологического анализа *A. vernalis* выявлено девять онтогенетических групп, которые отличаются по ряду морфометрических признаков надземных и подземных побегов, достоверно отличающихся друг от друга.

2. В различных климатических и зональных условиях онтогенез *A. vernalis* проходит с определенными особенностями. Так, прорастание проростков в условиях лесной зоны происходит весной, а в лесостепной – чаще осенью. Молодые генеративные особи в неблагоприятных климатических условиях лесной зоны на 20 – 30 % представлены однопобеговыми формами, в то время как в лесостепной зоне в молодом генеративном состоянии начинается формирование дерновины, состоящей из 3 - 4 надземных побегов.

3. Онтогенетическая структура, хотя и поливариантна в разных эколого-ценотических условиях, тем ни менее стабильна в динамике. Базовые спектры имеют центрированный вид, что соответствует характерному онтогенетическому спектру биоморфы. Однако базовый спектр ЦП на севере РТ, где климатические условия менее благоприятны островеершинный, максимум приходится на молодые генеративные

особи. В зоне широколиственных лесов и лесостепи базовые спектры практически одинаковы, максимум характерен для виргинильных, молодых и средневозрастных генеративных особей. В этом случае онтогенез полный, хорошо формируются многопобеговые дерновины средневозрастных генеративных особей, подобная онтогенетическая структура более стабильна.

4. Главным механизмом устойчивости вида и его популяции в экстразональных условиях хвойно-широколиственных лесов, самой северной популяции (Балтасинский район) является сокращение онтогенеза. При этом происходит формирование однопобеговых генеративных особей *A. vernalis*, которые составляют 30 % всей генеративной фракции, образующих уже на седьмой - восьмой год достаточное количество семян. Именно они являются более устойчивыми к воздействию низких температур и более длительному промерзанию почвы, чем корневища. В лесостепи основным механизмом повышения устойчивости ценопопуляций *A. vernalis* (при недостатке влаги, интенсивной пастьбе и эрозии) является разрастание дерновины.

5. Семенная продуктивность генеративных особей *A. vernalis* в разных зональных условиях почти не отличается друг от друга, и варьирует от 51,42 до 54,58. Статистических различий нет. При анализе урожайности отмечаются достоверные различия. Так, на севере РТ при антропогенном воздействии образуется 66,8 семян на 1 м<sup>2</sup>. В условиях ООПТ их число увеличивается до 551,5 штук. В зоне широколиственных лесов на неохраемых территориях на 1 м<sup>2</sup> приходится 200-230 семян, в условиях ООПТ – более двух тысяч. В лесостепи, даже при интенсивной антропогенной нагрузке всегда образуется 230 – 250 семян 1 м<sup>2</sup>, на ООПТ до 280 шт.

6. В целом, общая динамика численности и плотности *A. vernalis* по годам практически не варьирует, что обусловлено длительностью онтогенеза. Вспышки численности вызваны иногда дружным прорастанием семян и образованием проростков, однако большинство их гибнет в неблагоприятных климатических условиях севера либо при интенсивном антропогенном воздействии на юге, поэтому и колебания численности незначительны.

7. Для определения виталитета особей растений генеративной стадии *A. vernalis* необходимо учитывать такие параметры, как высота растения, число побегов в особи, число генеративных побегов, ширина листа. Для оценки жизненности постгенеративных растений – высоту побега, число листьев на главном побеге. Данные параметры являются информативными, т. е. имеют значимые отличия в ценопопуляциях и скоррелированы с факторами окружающей среды. Жизненность *A. vernalis* в разных зональных условиях различна. Высоким виталитетом обладают ценопопуляции, произрастающие в зонах широколиственных лесов и лесостепи.

9. Пространственная структура *A. vernalis* носит контагиозно-клинальный характер, нами выделены скопления разного характера, отличающиеся плотностью и онтогенетической структурой, размером, формой, степенью дискретности и уровнем агрегированности. На основе трансектного анализа выявлены агрегации 1 и 2 порядка. Выделено три типа агрегаций 1 порядка: а) агрегации, состоящие из прегенеративных особей (плотность 4 - 6 особей на 0,5 м<sup>2</sup>); б) преимущественно генеративных (2 - 4 особи на 0,5 м<sup>2</sup>); в) разновозрастные (плотность 2 - 6 особей на 0,5 м<sup>2</sup>). Площадь агрегаций 2 порядка составляет 0,99 – 3,5 м<sup>2</sup>, среднее число особей 9 – 15. Агрегации второго порядка всегда разновозрастные. Выраженный дискретный характер отмечается на антропогенно-нарушенных участках (интенсивность пастьбы, недостаток влаги и конкурентное давление степных видов).



### Список публикаций по теме диссертации

1. Фардеева, М. Б. Изучение организации популяций *Adonis vernalis* L. в различных зональных условиях РТ / М. Б. Фардеева, Н. В. Бирючевская // V Всероссийский популяционный семинар «Популяция, сообщество, эволюция»: тез. докл. - Казань, 2001 г. - С. 73-79.
2. Бирючевская (Саидова), Н. В. К изучению организации популяций адониса весеннего (*Adonis vernalis* L.) на территории различных ООПТ. / Н.В. Бирючевская (Саидова), М. Б. Фардеева // Актуальные экологические проблемы РТ. – Казань, 2003 г. – С. 258 – 259.
3. Фардеева, М. Б. Изучение организации популяций *Adonis vernalis* L. в различных зональных условиях РТ / М. Б. Фардеева, Н. В. Бирючевская, Л.Ш. Махмутова // Сб. материалов «Экологические, морфологические особенности и современные методы исследования живых систем». - Казань, 2003 г. - С. 163-170.
4. Бирючевская, Н. В. Динамика популяционной организации *Adonis vernalis* L. на ООПТ «Эстачинский склон» Высокогорского района РТ. / Н. В. Бирючевская // Всероссийская научная конференция «Современные аспекты экологии и экологического образования». - Казань: КГУ, 2005 г. – С. 121 – 124.
5. Бирючевская, Н. В. Популяционные исследования редких видов как первоначальный этап экологического образования школьников. / Н. В. Бирючевская // Международная научно-практическая конференция: «Методология и методика экологического и эстетического образования в современных условиях». – Ульяновск, 2005 г. – С. 104 – 107.
6. Бирючевская, Н. В. Поливариантность онтогенетической структуры ценопопуляций *Adonis vernalis* L. в условиях разных экспозиций склонов. / Н.В. Бирючевская, М. Б. Фардеева, Л. Ш. Махмутова // сборник материалов «Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ»: Йошкар-Ола, 2006 г. - С. 153 – 157.
7. Саидова, Н. В. Диагнозы и ключи онтогенетических состояний *Adonis vernalis* L. на территории РТ / Н. В. Саидова, Е. Л. Любарский // «Ученые записки КГУ», № 2, Т. 4. 2009 г. - С. 150 – 157.
8. Саидова, Н. В. Семенная продуктивность *Adonis vernalis* L. в разных условиях РТ / Н. В. Саидова, Е. Л. Любарский // Матер. Всероссийской научной конференции с международным участием: «Окружающая среда и устойчивое развитие регионов: новые методы и технологии исследований», Т. 3. 2009 г. – С. 278 – 281.
9. Фардеева, М. Б. Математические подходы к анализу пространственно-возрастной структуры популяций дерновинных видов трав. / М. Б. Фардеева, Н.А. Чижикова, Н. В. Саидова, Т. В. Рогова, А. А. Савельев // «Экология», № 4, 2009 г. – С. 249 – 257.